Revue suisse Zool.	Tome 87	Fasc. 1	p. 261-272	Genève, avril 1980

Zur Signifikanz des Blastoporus-Verhaltens in evolutiver Hinsicht [1]

von

Pio FIORONI

Mit 1 Tabelle und 3 Abbildungen

ABSTRACT

On the significance of the comportment of the blastopore region in evolution. — Many variations in the comportment of the blastopore region (namely amongst Protostomia) forbid a clear separation of Bilateralia in Proto- and Deuterostomia. The division in Gastroneuralia, Notoneuralia and Archicoelomata is therefore supported.

EINLEITUNG

Im Zusammenhang mit der Ausarbeitung einer umfassenden Darstellung der Gastropoden-Ontogenese im Rahmen der Seidelschen „Morphogenese der Tiere" hat sich der Autor, ausgehend vom an sich bekannten „deuterostomen", abweichenden Gastrulationsverhaltens von *Viviparus* innerhalb der Protostomier mit einer genauen Analyse der allgemein verwendeten Begriffe „Protostomier" — „Deuterostomier" beschäftigen müssen.

Da auch heute noch in zahlreichen Lehrwerken diese Ausdrücke kritiklos als wesentliches Kriterium der Großeinteilung der Bilateralier herangezogen werden und viele Embryologie-Lehrbücher die Verhältnisse zu einfach darstellen, scheint uns eine kurze Zusammenfassung berechtigt, obwohl SIEWING (1969, 1976) bereits schon ausdrücklich auf die angesprochene Problematik hingewiesen hat.

Wir werden dabei sowohl die Exaktheit der klassischen Definitionen als auch deren systematische Relevanz prüfen.

Für ihre technische Mitarbeit bin ich meiner Sekretärin, Frl. E. Schütt, sehr zu Dank verpflichtet.

---

[1] Herrn Prof. Dr. B. Rensch zu seinem 80. Geburtstag gewidmet.

Die Begriffe

Grobben hatte 1908 die Begriffe Proto- und Deuterostomia eingeführt, die in der Folge weite Verbreitung fanden. So definieren etwa Claus, Grobben und Kühn in ihrem damals führenden „Lehrbuch der Zoologie" (1932) als Protostomier „Coelomaten (Bilaterien) mit ventralem, in der Schlundpforte (Stomodaealpforte) erhaltenem Prostoma, After sekundär am Hinterende entstanden." Deuterostomier sind dagegen „Coelomaten (Bilaterien) mit hinterem oder mit ventralem, zum After gewordenen Prostoma, Mundöffnung sekundär an der Ventralseite nahe dem Vorderende entstanden".

Grossgliederung der Bilaterien

Mit dem Beginn der modernen zoologischen Systematik drängte sich schon vor Grobbens Definitionen eine Zweiteilung der Bilateralier (= Coelomata; Grobben 1908) auf, nämlich in Gastroneuralia (= Zygoneura (Hatschek), Epineuria (Hadzi), Bilateralia hypogastrica (Goette 1902)) einer — und in Notoneuralia (= Hyponeuria (Hadzi), Bilateralia neurogastrica (Goette 1902)) andererseits. Dies gilt auch für Hadzis zahlreiche Arbeiten (vgl. 1963), obwohl dieser Autor die Deuterostomier sich von Protostomier-Ahnen ableiten läßt. Selbst die in manchem das Gefüge der klassischen Großsystematik und die bisherigen phylogenetischen Ableitungsversuche stark erschütternden Gedankengänge Gutmanns (z.B. 1972) basieren auf einer Zweiteilung der Bilateralier.

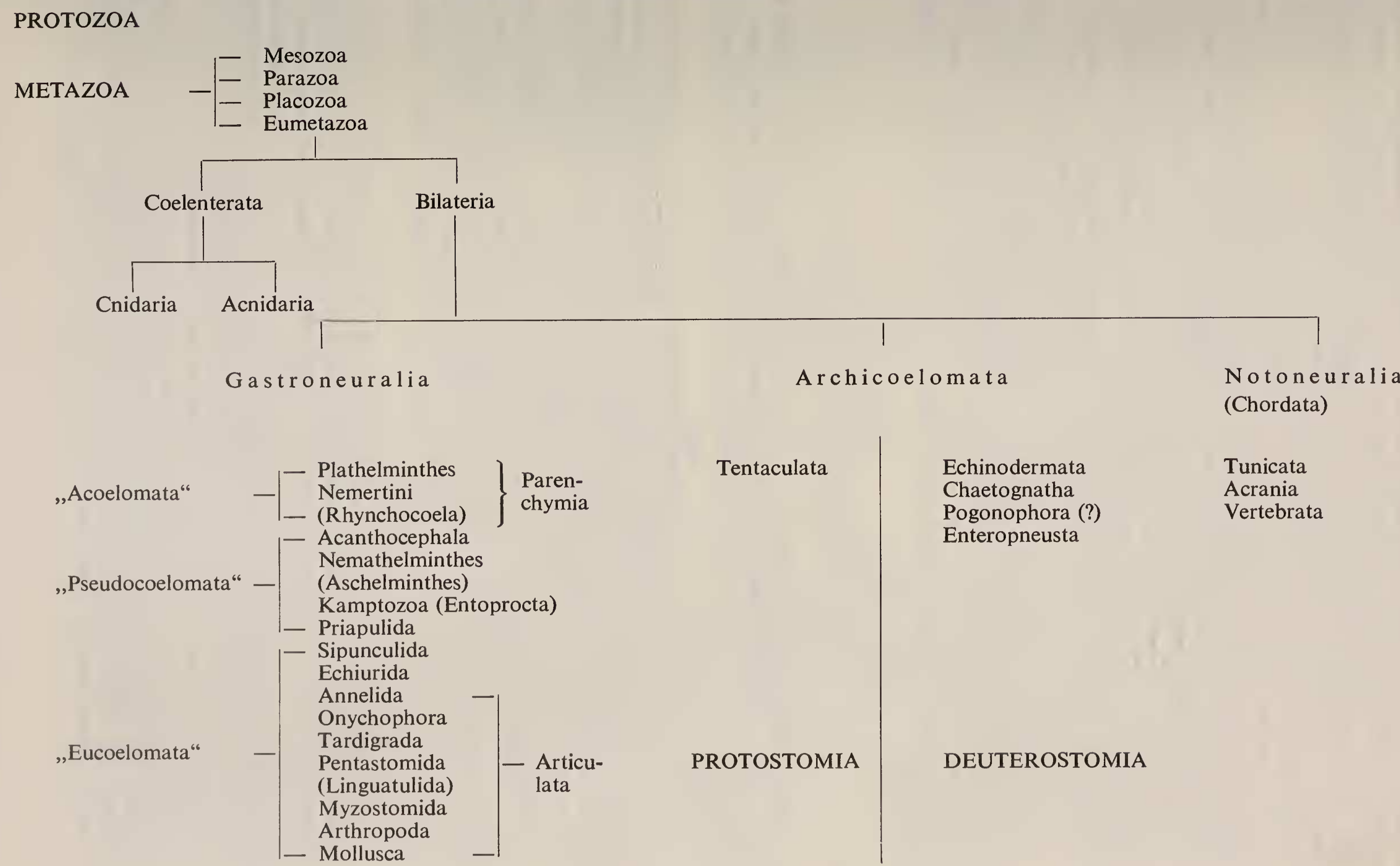
Als Hauptkriterium der Gliederung in Gastro- und Notoneuralier gilt die ventral oder dorsal vom Darm befindliche Lage des Nervensystems. Es war das Verdienst Grobbens (1908) anläßlich der Einführung der dazu synonymen Begriffe „Protostomia" und „Deuterostomia" die bereits erwähnten entwicklungsgeschichtlichen Charakteristika als weiteres Merkmal hinzu zu fügen.

Die **Gastroneuralia** als umfangreichere Gruppe (vgl. Tab. 1) umfaßen die Plathelminthen und viele weitere „wurmartige" Stämme, die Anneliden und verwandte Stämme, die Arthropoden, die Mollusken sowie ursprünglich auch die Tentaculata. Bei diesen Tieren wird — wie gesagt — der Urmund zum definitiven Mund; das Nervensystem bildet sich durch eine ventral vom späteren Darmrohr liegende Zellimmigration. Im Darm sind Vorder- und (mit Ausnahme der Mollusken) auch der Enddarm ectodermaler Herkunft. Falls ein Skelett vorhanden ist, so ist es ein Exoskelett. Die Ontogenese ist als Mosaikentwicklung schon früh determiniert und geht oft auf eine durch Kreuzbildung ausgezeichnete Spiralfurchung zurück. Das Mesoderm nimmt in der Regel von der aus der Makromere 4D abzuleitenden 4d-Urmesodermzelle seinen Ursprung. Ursprüngliche Larve ist die Trochophora (vgl. die freilich z.B. von Fioroni (1971) etwa modifizierte Trochophora-Theorie Hatscheks (1878)).

Die **Notoneuralia** (= Chordata) zählen dagegen zu den Deuterostomiern und enthielten ursprünglich auch die Echinodermen, Chaetognathen und Enteropneusten. Laut Kaestner (1968), Beklemischew (1958) u.a. sind die Deuterostomier unter sich einheitlicher als die Protostomier. Dies gilt sicher für die Chordaten. Angesichts der großen Bauplan-Unterschiede, die etwa zwischen Stachelhäutern und Wirbeltieren auftreten, darf diese Auffassung freilich für den Gesamtbereich der Deuterostomier sehr bezweifelt werden.

Bei den Deuterostomiern wird der Urmund zum After; das Nervensystem bildet sich dorsal vom Darm (oft unter Einfaltung). Der Darm weist nur sehr geringe ectodermale Anteile auf; damit besitzen Vorder- und Enddarm umfangreiche entodermale

TABELLE I. — *Gross-Systematik des Tierreiches (vgl. S. 268)*



Abschnitte. Parasitismus ist entgegen den Protostomiern selten. Die meist stark regulative Entwicklung basiert auf einer radiären oder abgeleitet auch bilateralsymmetrischen Furchung. Die bei Wirbeltieren freilich sekundär modifizierte Mesodermbildung erfolgt primär durch Enterocoelie. Die ursprüngliche Larve der Echinodermen, die Dipleurula (vgl. z.B. BATHER 1900), läßt die Tornaria-Larve der Enteropneusten aus sich ableiten. Dies gilt u.E. trotz des Herleitungsversuches der Protochordatenlarve aus der Dipleurula durch GARSTANG (1928) nicht für Chordatenkeime.

Es ist schon seit längerer Zeit (vgl. z.B. WILHELMI, 1942 FLOREY 1951, FLORKIN 1952 und viele andere) versucht worden, diesen strukturellen Unterschieden auch physiologische, immunologische, und weitere biochemisch fundierte Differenzen hinzu zu fügen. So haben neuerdings etwa auch SEGLER et al. (1978) nachgewiesen, daß die Protostomier — entgegen den Deuterostomiern — nicht auf endogene Weise Sialinsäure bilden können. — In dieser morphologisch-ontogenetisch ausgerichteten Studie kann auf diesen sehr breiten Fragenkomplex (vgl. u.a. die zusammenfassenden Angaben bei LØVTRUP (1977) und FERGUSON (1979)) im Einzelnen nicht eingegangen werden.

Gemeinsam für Proto- und Deuterostomier ist, daß ihre evoluierten Vertreter coelomat sind, segmentale bzw. metamere Körperdurchgliederungen aufweisen und ihre Exkretionsorgane sich auf Metanephridien zurückführen lassen. Dabei sei in diesem Rahmen nicht diskutiert, ob es sich hierbei um ursprünglich schon gemeinsame oder um konvergente Merkmale handelt (vgl. hierzu u.a. auch die GUTMANNschen Theorien (z. B. 1972)).

DAS BLASTOPORUS-VERHALTEN ALS KRITERIUM

Die entscheidende Bedeutung des Urmundes (= Blastoporus) für die Aufteilung in Protostomier und Deuterostomier erfordert eine kurze Darstellung seines Baus und Verhaltens, wobei wir uns zuerst vorwiegend auf die Verhältnisse der holoblastischen Entwicklung beschränken.

Ein Vergleich der Gastrulationsformen im gesamten Tierreich ergibt, daß der Urmund den Ort der Keimblattablösung (meist durch Immigration oder Invagination) darstellt. Er liefert bei Wirbeltieren in Form der dorsalen Urmundlippe auch den Organisatorbereich für den ganzen Gastrulationsablauf. Ähnliches gilt für den „dorsalen" oder hinteren Teil des Blastoporus bei Insekten.

Dagegen dürfte bei Mosaikentwicklung dem Urmund keine vergleichbare determinative Wirkung zukommen. So setzt z.B. beim extrem dotterreichen Prosobranchier *Fulgur* (Eizelldurchmesser 1700 μm, vgl. CONKLIN 1907) im animalen Eipol bereits intensiv die Organogenese ein, während die Micromeren die Macromeren noch überwachsen; die Gastrulation ist also nicht beendet und die definitiven Blastoporus-Verhältnisse sind noch nicht konstituiert.

Der Urmund liegt ursprünglich am vegetativen Eipol oder zumindest im vegetativen Eibereich (Abb. 1a und b). Im Verlaufe der Gastrulation zeigt er aber sowohl eine Verlagerung als v.a. auch eine Formveränderung. Der anfänglich vegetativwärts im Zentrum einer monaxon heteropolaren Achse liegende, mehr oder minder kreisförmige Blastoporus wird langgestreckt und bestimmt dadurch die neue sagittal-bilaterale Sekundärachse mit (vgl. SIEWING 1976) (Abb. 1c). An den Enden dieser langen Urmundspalte (Abb. 1d) liegen die prospektiven Bereiche von Mund und After.

Der Blastoporus wird, da er ja einen größeren Keimbereich erfasst, mit Vorteil als **Blastoporusregion** bezeichnet (vgl. SIEWING). Diese entspricht damit in ihrem mittleren Abschnitt der Verbindungslinie zwischen Mund und After und schließt an ihren Enden die prospektiven Anlagen von Mund und After ein.

Die Verschlußnaht der Blastoporus-Spalte kann sowohl bei Protostomiern (z.B. Polychaeten) als auch Deuterostomiern (Tornaria-Larve) mit einem Neurotrochoid — einer mit Cilien ausgestatteten Bandfurche — ausgestattet sein.

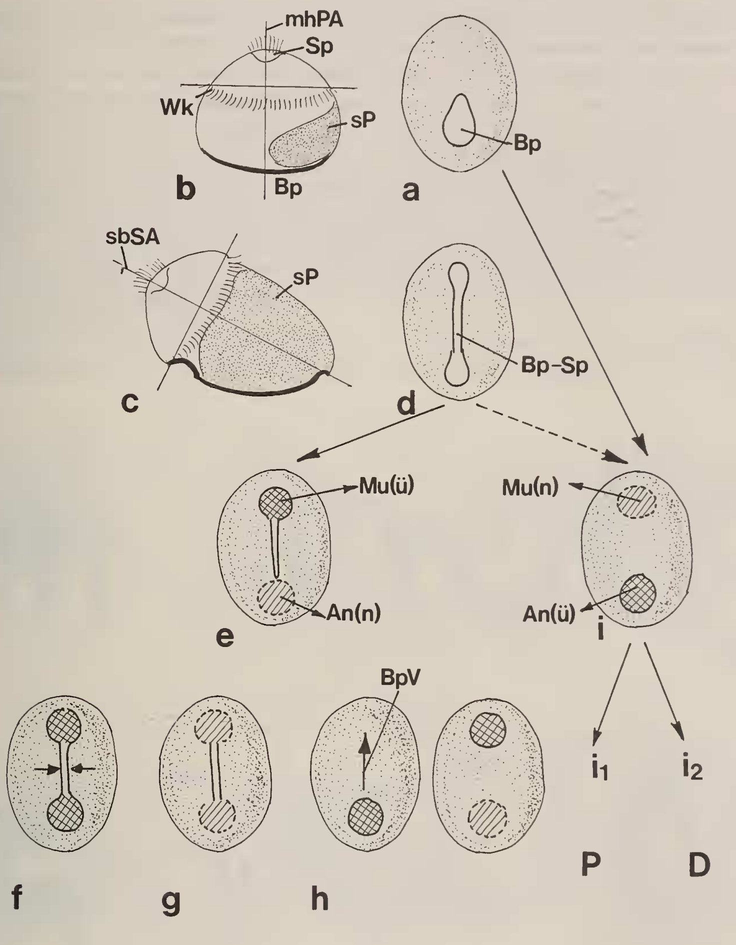


Abb. 1.

Übersicht des Blastoporus-Verhaltens bei Protostomiern (P) und Deuterostomiern (D). (Stark schematisiert: außer b und c (Sagittalansichten) jeweils Aufsichten auf die Blastoporus-Region). a—d: Bildung der längsgestreckten Blastoporus-Region der Protostomier: Die in a beginnende Blastoporus-Verlagerung hat in d ihren Endzustand erreicht; gleichzeitig wird die ursprüngliche monaxon-heteropolare Achse (b) durch die sagittalbilaterale Coelomatenachse abgelöst. Stadium d ist real bei Deuterostomiern meist nicht verwirklicht, da hier die zwar theoretisch zu fordernde Blastoporus-Verlängerung nicht erfolgt (vgl. Text, S. 264).
e—i: Verhalten der ausgebildeten Blastoporus-Region: e: typisches Protostomier-Verhalten mit übernommener Mundöffnung, f: Protostomier mit übernommener Mund- und Afteröffnung (vgl. Abb. 2a und b), g: Protostomier mit neu durchbrechendem Mund und After (vgl. Abb. 2c), h: Protostomier mit cephalwärts verlagertem, nicht verlängertem Blastoporus (vgl. Abb. 2d), i: typisches Deuterostomier-Verhalten mit übernommener Afteröffnung, verwirklicht als Ausnahme bei einigen Protostomiern (i_1, vgl. Abb. 3) sowie bei den Deuterostomiern (i_2).

Für den klassischen Protostomier ist zu fordern, daß der Schluß der Blastoporus-Region von caudal nach cephal erfolgt, womit deren offen bleibender Vorderrand als künftiger Mund übrigbleibt (Abb. 1e). Diese Verhältnisse treffen etwa für *Phoronis*, Brachipoden, viele Polychaeten und Mollusken zu.

Die umgekehrte Verwachsungsrichtung des Deuterostomiers bedingt dagegen die Transformation des caudalen Urmundrestes in den After (Abb. 1i).

Freilich ist bei Deuterostomiern die Beziehung zwischen Mund und Blastoporus meist verloren gegangen, indem letzterer ohne direkt erkennbare Anlehnung an den Blastoporus entsteht. Es ist aber klar, daß — entsprechend den urtümlicheren Protostomier-Verhältnissen — auch hier der After der hinteren Blastoporus-Region entspricht. Infolge des Fehlens einer realen Urmundverlagerung und einer tatsächlichen Neubildung des Mundes ist mit Siewing (1969) anzunehmen, daß hier die ursprüngliche Blastoporus-Region verkleinert und der cephale Anteil gleichsam reduziert worden ist.

In Realität ist dieser schematische Ablauf keineswegs immer verwirklicht und das Verhalten der Urmundregion bei Protostomiern unerwartet variantenreich:

1. Anläßlich der v. a. auf das 4. und 5. Micromerenquartett zurückgehenden Verwachsung der Blastoporusrinne können sowohl Mund- als auch Afteröffnung er-

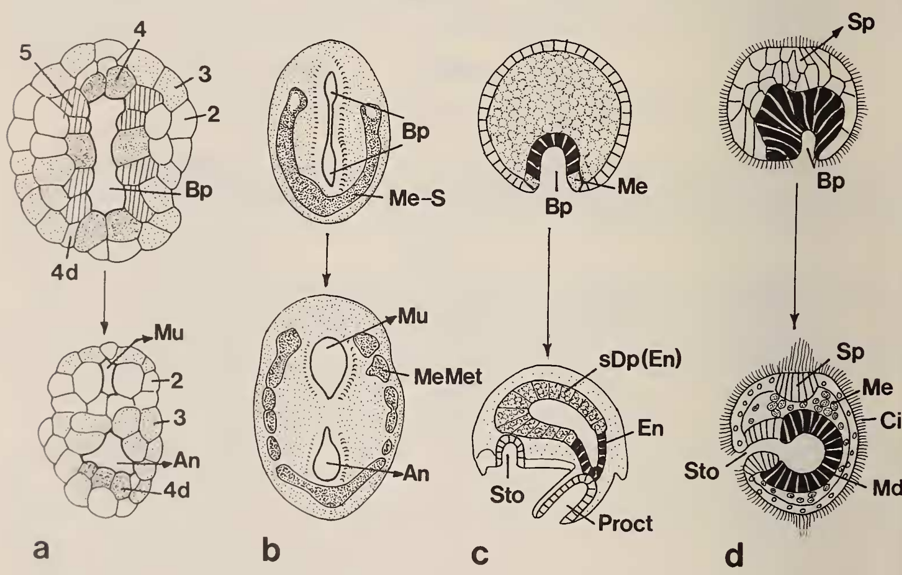


Abb. 2.

Abgewandeltes Blastoporus-Verhalten bei Protostomiern (außer c (untere Darstellung: postgastrulär) sind jeweils verschieden alte Gastrulationsstadien dargestellt).

I. mit offen bleibender Mund- und Afteröffnung (vgl. Abb. 1f) a: *Polygordius* (Archiannelida; Ansichten auf den Blastoporus nach Woltereck). Es sind nur die die Blastoporus-Region umgebenden Blastomeren eingezeichnet. Die arabischen Zahlen bezeichnen die Herkunft aus den Mikromerenquartetten 2—5. 4d: Urmesodermzelle.

b: *Peripatopsis capensis* (Onychophora; Ansichten auf die Blastoporus-Region; nach Manton).

II. mit sich neu bildender Mund- und Afteröffnung (vgl. Abb. 1g).

c: Malacostrake Krebse am Beispiel von *Astacus* (schematische Sagittalschnitte).

III. mit cephalwärts verlagertem, offen bleibendem Blastoporus und neu formierter Afteröffnung (vgl. Abb. 1h). d: *Procephalothrix simulus* (Nemertini; Sagittalschnitte; nach Iwata).

halten bleiben (Abb. 1f). Dies gilt etwa für zahlreiche Archianneliden (*Polygordius* (Abb. 2a); Woltereck 1904)) und Polychaeten (*Arenicola*, *Amphitrite*, *Serpula*, *Protula* u.a. (vgl. z.B. Siewing 1976)) sowie auch für Onychophoren (Abb. 2b; Evans 1901, Manton 1949). — Besonders bei dotterreicher Entwicklung wird dabei das stomodeale Lumen eng zusammengepresst (vgl. Anderson 1973). Dieses Verhalten zeigen im Prinzip manche ja durch meroblastische Partialfurchung ausgezeichnete Cheliceraten in identischer Weise, wenn auch im Bereich der beiden das Mesentoderm lieferenden Cumuli der Blastoporus nicht offen bleibt.

2. Bei malacostraken Krebsen (vgl. z.B. Siewing 1969) werden dagegen beide Körperöffnungen neu gebildet (Abb. 1g und 2c). Ebenfalls bei dotterreichen Prosobranchiern wird der Urmund geschlossen und bricht der sich einstülpende ectodermale Vorderdarm sekundär erneut in das Entoderm durch; der Anus bildet sich, indem der entodermale Enddarm im Gebiet der Analzellen mit dem Ectoderm Kontakt aufnimmt und sich gleichfalls sekundär nach außen öffnet (vgl. z.B. Fioroni & Meister 1976, Fioroni & Schmekel 1976).

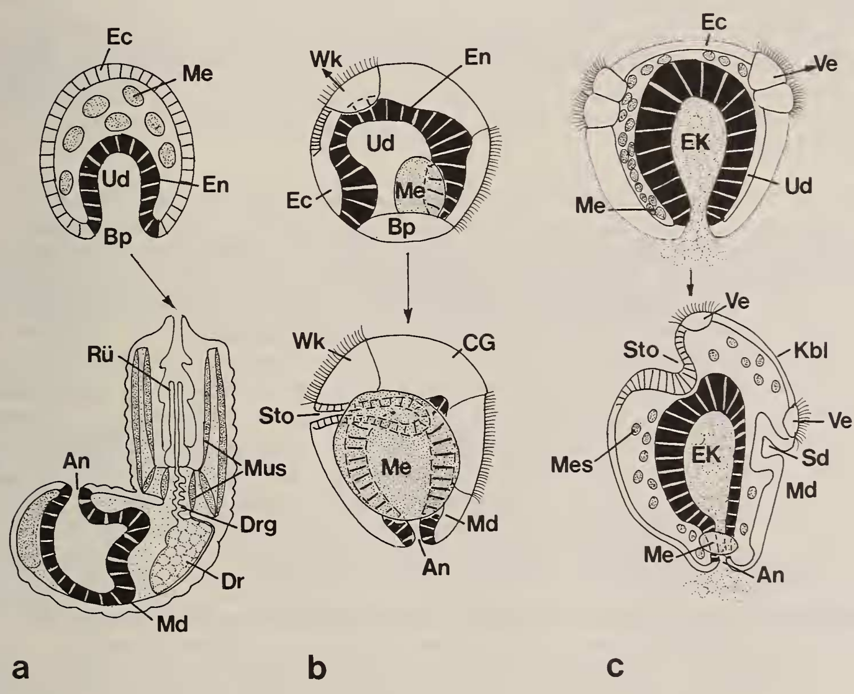


Abb. 3.

Abgewandeltes „deuterostomes" Blastoporus-Verhalten bei Protostomiern (schematisierte Sagittalansichten).

a: *Chordodes japonicus* (Nematomorpha; Gastrula und schlüpfreife Larve; nach Inoue).
b: *Eunice kobensis* (Polychaeta; junge und alte Gastrula; nach Akesson).
c: *Viviparus viviparus* (Prosobranchia; Gastrula und Praeveliger; nach Dautert und eigenen Befunden).

3. Beim Nemertinen *Cephalothrix* (IWATA 1960) und beim Prosobranchier *Patella* (PATTEN 1886) wandert der oval bleibende Urmund cephalwärts; der Anus bricht später caudalwärts neu durch (Abb. 1h, 2d).

4. Mehrere, zu „klassischen" Protostomier-Tierstämmen zuzurechnende Arten zeigen ein eindeutiges Deuterostomier-Verhalten (Abb. $1i_1$ und 3); ihr caudaler Urmundrest wird zum Anus, der Mund dagegen entsteht völlig neu. Dies gilt etwa für die Nematomorphen *Chordodes japonicus* (INOUE 1958; Abb. 3a) und *Gordius* (SVABENIK 1925), den Polychaeten *Eunice kobensis* (AKESON 1967; Abb. 3b), die Garneele *Penaeus* (ZILCH 1976ff) und den Prosobranchier *Viviparus* (TOENNIGES 1896, OTTO & TOENNIGES 1906, DAUTERT 1929, SATHANANTHAN 1967; Abb. 3c). Durch den offen bleibenden Anus erfolgt bei der letzten Art die etwa bei FIORONI & SCHMEKEL (1976) bzw. FIORONI (1978*a*) genauer erläuterte peranale Aufnahme von ernährendem Eiklar aus der Kapselflüssigkeit, während die später dominierende Eiklaraufnahme durch den Mund erst nachträglich einsetzt.

Auch bei Deuterostomiern kommen — wenn auch nicht so reichhaltig — Varianten im Blastoporus-Verhalten vor. So bleibt etwa bei Urodelen der Urmund offen, während bei Anuren nach einer temporären Verschlußperiode der After sekundär neu durchbricht (vgl. z. B. STARCK 1975).

Auch muß — ohne auf Einzelheiten einzugehen — betont werden, daß im Falle von meroblastichen Entwicklungen die Keimblattablösung sich beträchtlich kompliziert, besonders dann, wenn zusätzlich transitorisches Entoderm in Form von Dotterepithelien i.w.S. mit abgelöst wird und es damit zu mehrphasigen Morphogenesen kommt (vgl. z. B. FIORONI 1973).

BILANZ

Unsere Erörterungen weisen nach, daß die Blastoporus-Region in sich sowohl die Anlage vom Mund als auch vom After einschließt. Die „klassischen", die Protostomier (der Urmund bleibt Mund) und die Deuterostomier (der Urmund wird zum After) nur unscharf beschreibenden Definitionen sind deshalb zu verwerfen, da der Tatsache des Verschlußes bzw. Nichtverschlußes von Mund und After u.E. eine viel zu große Bedeutung beigemessen wird. Im weiteren läßt sich bei detaillierterer Betrachtung eine in dieser kurzen Studie keinesfalls ausgeschöpfte Vielfalt von Varianten im Blastoporus-Verhalten nachweisen. Diese widerspricht gleichfalls einer zu schematischen Kategorisierung.

Die heute so vielfach geübte Gegenüberstellung von Proto- und Deuterostomiern beruht u. E. deshalb auf einem zu unsicheren Unterscheidungskriterium und hätte nur Sinn, wenn sie durch gewichtigere morphologische Merkmale zusätzlich fundiert wäre.

Dazu müsste als weiteres Kriterium neben dem schon auf S. 262 präzisierten Verhältnissen des Nervensystems unbedingt das Verhalten des mittleren Keimblattes beigezogen werden; dessen unterschiedliche Differenzierung prägt ja entscheidend die strukturelle Ausgestaltung der einzelnen Tierstämme (vgl. u.a. FIORONI 1978*b*).

Ein Vergleich der Mesodermverhältnisse zwingt nun aber, daß eine ganze Anzahl von sich übereinstimmend durch eine Cölomtrimerie (Proto-, Meso- und Metacoel) auszeichnenden Tierstämmen von den Gastro- bzw. Notoneuraliern abzutrennen sind (Tab. 1). Dies gilt einerseits für die protostomen Tentaculata, andererseits für die deuterostomen Chaetognatha (?), Echinodermata, Enteropneusta und eventuell die neuerdings in ihrer systematischen Stellung sehr umstrittenen Pogonophora [1]. Diese Stämme

[1] Aufgrund des auch hinsichtlich des Coeloms metamer gegliederten Opisthosomas und der spiralige Merkmale aufweisenden Furchung wird diese Gruppe heute von manchen Autoren aus dem Bereich der Trimera entfernt und in die Nähe der Anneliden gestellt.

können als Archicoelomata (MASTERMAN 1898) den die „Neocoelomaten" bildenden Gastro- und Notoneuralia gegenübergestellt werden (Tab. 1). Dieses Vorgehen führt somit zu einer Dreiteilung der Bilateralia, wie sie schon durch HEIDER (1914) angedeutet und durch ULRICH (1951) konsequent durchgeführt worden ist.

Die von den Archicoelomaten-Stämmen „befreiten" Gastro- (Plathelminthen u.a. „wurmähnliche" Stämme, Articulaten, Mollusken) und Notoneuralia (= Chordata) stellen dann in sich geschlossene Gruppen dar.

Sicher sind die Archicoelomaten-Vertreter untereinander adult weniger verwandt, als dies für die Angehörigen der beiden anderen Gruppen gilt. Sie zeigen aber — trotz ihres differierenden Urmundverhaltens — große Verwandtschaften namentlich in der Mesoderm-Genese und könnten (vgl. auch REMANE 1949/50) durchaus einst die basalen Organisationstypen geliefert haben, die sich in der Folge zu den Gastro- bzw. Notoneuraliern differenziert haben.

Die heute noch vielfach vorhandene Nicht-Anerkennung des Archicoelomaten-Konzeptes beruht u.E. nicht nur auf einem an sich verständlichen Festhalten an der überlieferten diphyletischen Bilateralier-Unterteilung, sondern ebenso sehr auf der meist als unumstößlich betrachteten, überbewerteten Gliederung aufgrund des Urmundverhaltens in Proto- und Deuterostomier. Unsere vorliegenden Ausführungen bezweifeln aus embryologischer Sicht die Signifikanz dieser Aufteilung und befürworten damit eine auf entscheidenderen Kriterien beruhende dreiästige Aufspaltung der bilateralsymmetrischen Tiere.

ZUSAMMENFASSUNG

Die zahlreichen, namentlich bei Protostomiern verbreiteten Varianten im Verhalten der Blastoporus-Region verbieten aufgrund des damit unsicheren ontogenetischen Kriteriums eine klare Auftrennung der Bilateralia in Proto- und Deuterostomier. Die auf der Berücksichtigung zusätzlicher Merkmale beruhende dreiästige Aufteilung in Gastro- und Notoneuralia sowie Archicoelomata wird daher befürwortet.

Abkürzungen in den Abbildungen

An	Anus (After)
Bp	Blastoporus (Urmund)
Bp-Sp	Blastoporus-Spalte
BpV	Blastoporus-Verschluß
CG	Cerebralganglion
Ci	Cilien
sDp	sekundäre Dotterpyramiden (transitorische Zellen zur Dotterbewältigung)
Ec	Ectoderm
EK	Eiklar (zwischen Eizellen und Eihüllen im perivitellinen Raum liegende Nährflüssigkeit)
En	Entoderm
Kbl	Kopfblase (Cephalocyste)
Md	Mitteldarm
Me	Mesoderm
MeMet	mesodermale Metameren
Mes	Mesenchym
Me-S	Mesodermstreifen
Mu	Mund
Mus	Muskulatur
(n)	neu gebildet
sP	somatische Platte (aus 2d-Derivaten)
mhPA	monaxon-heteropolare Primärachse

Proct	Proctodaeum (Enddarm-Anlage)
Rü	Rüssel
sbSA	sagittal-bilaterale Sekundärachse
Sd	Schalendrüse (bildet Schale)
Sp	Scheitelplatte
Sto	Stomodaeum (Vorderdarm-Anlage)
(ü)	übernommen
Ud	Urdarm (Archenteron)
Ve	Velum
Wk	Wimperkranz
→	Anlage von

LITERATUR

ÅKESON, B. 1967. The embryology of the Polychaete *Eunice kobiensis*. *Acta zool. Stockh.* 48: 141-192.

ANDERSON, D. T. 1966. The comparative embryology of the Polychaeta. *Acta zool. Stockh.* 47: 1-42.

BATHER, F. A. 1900. Echinodermata. In: LANKESTER, E. R. (Ed.). A treatise on Zoology. *Black, London.*

BEKLEMISCHEW, W. 1958, 1960. Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. 2 Bde. *VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.*

CLAUS, C., K. GROBBEN, K. und A. KÜHN. 1932. Lehrbuch der Zoologie. 10. Aufl. *Springer, Berlin/Wien.*

CONKLIN, E. G. 1907. The embryology of *Fulgur*. A study of the influence of yolk on development. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.* 59: 320-359.

DAUTERT, E. 1929. Die Bildung der Keimblätter bei *Paludina*. *Zool. Jb. Anat.* 50: 433-496.

EVANS, R. 1901. The development of *Eoperipatus weldoni*. *Q. Jl. microsc. Sci.* 45: 41-88.

FERGUSON, A. 1979. Biochemical systematics and evolution. *Blackie, Glasgow.*

FIORONI, P. 1971. Die Entwicklungstypen der Mollusken, eine vergleichend-embryologische Studie. *Z. wiss. Zool.* 182: 263-394.

— 1973. Einführung in die Embryologie. *BLV, München.*

— 1978. Cephalopoda. In: SEIDEL, F. (Hrsg.). Morphogenese der Tiere. Lieferung G_5-I. *G. Fischer, Jena.*

— 1978*a*. Abänderungen des Gastrulationsverlaufs und ihre phylogenetische Bedeutung. Erlanger Symposium 1977 „Strukturanalyse und Evolutionsforschung". *P. Parey Verlag, Hamburg/Berlin:* 101-119.

— 1978*b*. Phylogenetische Abänderungen der Gastrula bei Mollusken. Erlanger Symposium 1977 „Strukturanalyse und Evolutionsforschung". *P. Parey Verlag, Hamburg/Berlin:* 82-100.

FIORONI, P. und G. MEISTER. 1976. Zur embryonalen Entwicklung von *Lamellaria perspicua* L. (Gastropoda, Prosobranchia, Mesogastropoda, Lamellariacea). *Cah. Biol. mar.* 17: 323-336.

FIORONI, P. und L. SCHMEKEL. 1976. Die nährstoffreiche Gastropoden-Ontogenese. *Zool. Jb. Anat.* 96: 74-171.

FLOREY, E. 1953. Vorkommen und Funktion sensibler Erregungssubstanzen und sie abbauende Fermente im Tierreich. *Z. vergl. Physiol.* 33: 327-377.

FLORKIN, M. 1952. Caractères biochimiques des catégories supraspécifiques de la systématique animale. *Annls. Soc. r. zool. Belg.* 83: 111-130.

GARSTANG, W. 1928. The morphology of the Tunicata, and its bearing on the phylogeny of the Chordata. *Q. Jl. microsc. Sci.* 72: 57-187.

GOETTE, A. 1902. Lehrbuch der Zoologie. *W. Engelmann, Leipzig.*

GROBBEN, K. 1908. Die systematische Einteilung des Tierreiches. *Verh. zool. bot. Ges. Wien* 58 (10): 491-511.

GUTMANN, W. F. 1972. Die Hydroskelett-Theorie. Abriß der Coelomaten-Herleitung von einer metameren Vorläufer-Konstruktion. Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. *Verlag W. Kramer, Frankfurt am Main.*

HADZI, J. 1963. The evolution of the Metazoa. *Pergamon Press, Oxford.*

HATSCHEK, B. 1878. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien* 1: 277-404.

— 1888-1891. Lehrbuch der Zoologie. *G. Fischer, Jena.*

HEIDER, K. 1914. Phylogenie der Wirbellosen. In: HERTWIG, R. und R. WETTSTEIN (Ed.). Abstammungslehre Systematik, Palaeontologie, Biogeographie. Die Kultur der Gegenwart. Teil 3. *Teubner, Leipzig, Berlin.*

INOUE, I. 1958. Studies on the life history of *Chordodes japonensis*, a species of Gordiacea. *Jap. J. Zool.* 12: 208-218.

IWATA, O. 1960. Studies on the comparative embryology of Nemerteans with special reference to their interrelationships. *Publs. Akkeshi mar. biol. Stn* 10: 1-51.

KAESTNER, A. 1968. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. 1, 1. Teil, 3. Aufl. *G. Fischer, Stuttgart.*

LØVTRUP, S. 1977. The phylogeny of Vertebrata. *J. Wiley and Sons, London, New York, Sydney, Toronto.*

MANTON, S. M. 1949. Studies on Onychophora. *Phil. Trans. R. Soc. London* 233: 483-580.

MASTERMAN, A. T. 1898. On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the coelomata. *Proc. R. Soc. Edinb.* 22: 270-310.

PATTEN, W. 1886. The embryology of *Patella. Arb. zool. Inst. Univ. Wien* 6: 149-174.

OTTO, H. und C. TOENNIGES. 1906. Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara. Z. wiss. Zool.* 80: 411-514.

REMANE, A. 1949/50. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. *Verh. dt. zool. Ges.* 14: 16-23.

SATHANANTHAN, A. H. 1967. The fate of the blastopore in the Gastropod *Paludina vivipara. Ceylon J. Sci. biol. Sci.* 7: 124-127.

SEGLER, K., H. RAHMANN and H. ROSNER. 1978. Chemotaxonomical investigations on the occurrence of sialic acids in Protostomia and Deuterostomia. *Biochem. Syst. Ecol.* 6: 87-93.

SIEWING, R. 1969. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. *P. Parey Verlag, Hamburg/Berlin.*

— 1976. Probleme und neuere Erkenntnisse in der Groß-Systematik der Wirbellosen. *Verh. dt. zool. Ges. Hamburg*: 59-82.

STARCK, D. 1975. Embryologie. Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage. 3. Aufl. *G. Thieme, Stuttgart.*

SVABENIK, J. 1925. Parasitismus a metamorfosa druhu *Gordius tolosanus* Duj. *Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk* 58: 485.

TOENNIGES, C. 1896. Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara. Z. wiss. Zool.* 61: 541-605.

ULRICH, W. 1951. Vorschläge zu einer Revision der Großeinteilung des Tierreiches. *Verh. dt. zool. Ges.* 15: 244-271.

WILHELMI, R. W. 1942. The application of the precipiting technique to theories concerning the origin of Vertebrates. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 82: 179-189.

WOLTERECK, R. 1904. Beiträge zur praktischen Analyse der *Polygordius*-Entwicklung nach dem „Nordsee-“ und dem „Mittelmeer-“ Typus. I. Der für beide Typen gleich verlaufende Entwicklungsabschnitt. Vom Ei bis zum jüngsten Trochophora-Stadium. *Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org.* 18: 377-403.

ZILCH, R. 1976. Holoblastische Entwicklung bei Malacostraken. *Verh. dt. zool. Ges. Hamburg*: 235.

— 1978. Embryologische Untersuchungen an der holoblastischen Ontogenese von *Penaeus trisulcatus* Leach (Crustacea, Decapoda). *Zoomorphologie* 90: 67-100.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. P. Fioroni
Lehrstuhl für Spezielle Zoologie
Zoologisches Institut
Hüfferstraße 1
D-4400 Münster